

Изучаем строение птиц (фрагмент практикума)

Внешний вид. Для птицы характерна относительно небольшая голова, длинная подвижная шея, компактное плотное туловище и сильно редуцированный хвост (представляющий собой небольшой конический выступ заднего конца тела).

Все тело птицы, кроме клюва и нижних отделов задних конечностей, покрыто перьями. Выдернув одно из крупных перьев крыла или хвоста, рассмотрите его строение. Основание пера – полый внутри очин (calamus; рис. 95, 7), который погружен в толщу кожи. Он продолжается в плотный ствол, или стержень (rachis; рис. 95, 2). От стержня вправо и влево отходят тонкие роговые пластинки – бородки (rami; рис. 95, 3), на которых располагаются в два ряда более мелкие пластинки – бородочки (radii; рис. 95, 4). Бородочки дистального ряда каждой бородки накладываются на бородочки проксимального ряда бородок, сцепляясь с ними многочисленными мелкими крючочками (hamuli; рис. 95, 5). Весь этот комплекс образует по бокам стержня опахало пера (vexillum), которое подразделяется на более узкое наружное (рис. 95, 6) и более широкое внутреннее опахало (рис. 95, 7). Такая сложная структура пера обеспечивает его легкость и одновременно прочность. При ударах эластичные бородочки сгибаются, а крючочки расцепляются, и в пере образуется щель.

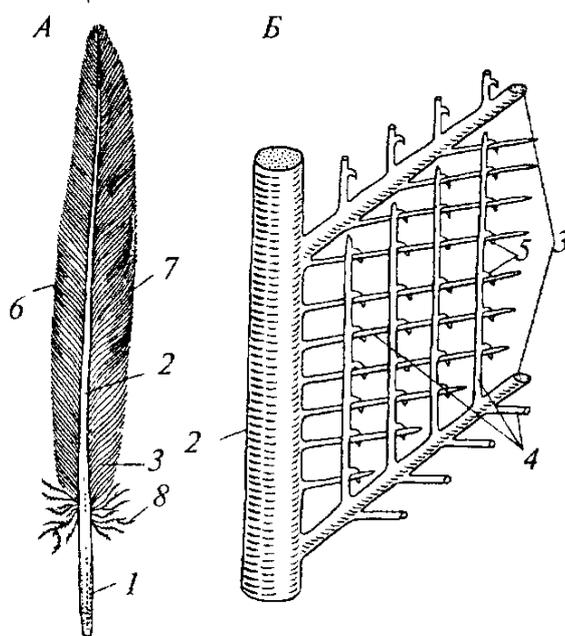


Рис.95. Строение пера

А – общий вид; Б – схема строения опахала (сильно увеличено): 1 – очин; 2 – стержень; 3 – бородки; 4 – бородочки; 5 – крючочки; 6 – наружное опахало; 7 – внутреннее опахало; 8 – пуховая часть опахала

Птица клювом поправляет перо, и крючочки вновь сцепляются, восстанавливая сплошную поверхность опахала (убедитесь в этом: разорвите перо иглой и затем, поглаживая пальцами разрыв, ликвидируйте его). В самой нижней части пера бородочки не несут крючочков; эта часть опахала называется пуховой (рис. 95, 8).

Перья, покрывающие все тело птицы, называются контурными, или покровными. Они расположены по ограниченным участкам кожи – **птерилиям**, между которыми лежат участки, не имеющие пера, – **аптерии** (рис. 96).

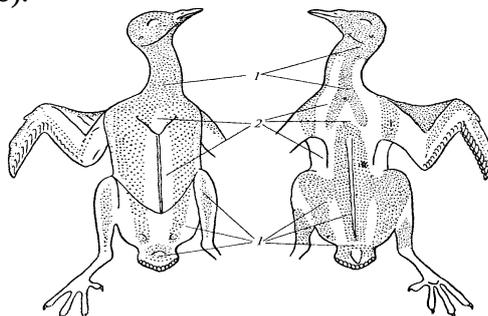


Рис. 96. Расположение птерилий (1) и аптерий (2) на коже голубя

Помимо контурных перьев, на птерилиях хорошо заметны нитевидные перья (рис. 97, А) с тонкими стержнями и сильно редуцированными бородками и пуховые перья (рис. 97, Б) с сильно редуцированным стержнем и тонкими длинными бородками и бородочками, не несущими крючочков

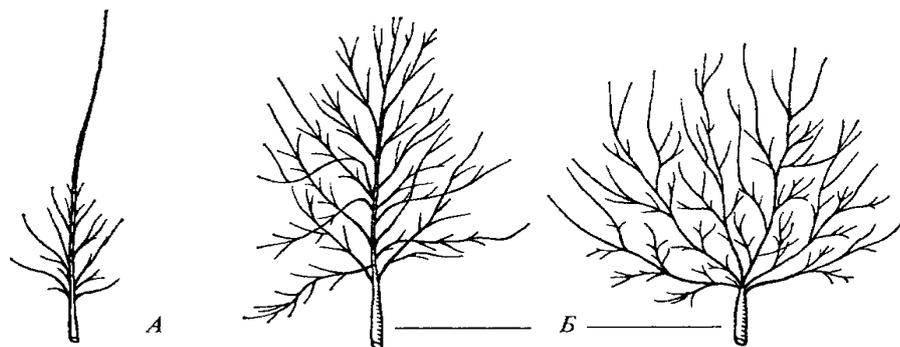


Рис. 97. Специализированные типы пера: А – нитевидное перо; Б – пуховое перо

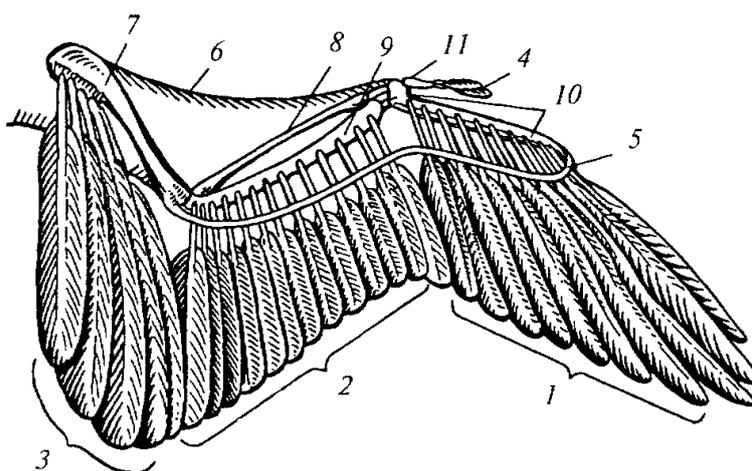


Рис. 98. Схема скелета крыла и расположения маховых перьев:

1 – первостепенные маховые; 2 – второстепенные маховые; 3 – третьестепенные маховые; 4 – крылышко; 5 – связка, укрепляющая основания маховых перьев; 6 – кожная летательная перепонка; 7 – плечо; 8 – лучевая кость; 9 – локтевая кость; 10 – кисть; 11 – фаланга 1 пальца

Контурные перья обеспечивают обтекаемость тела птицы в полете, предохраняют кожу от механических повреждений, выполняют водозащитную и теплозащитную функции. Пуховые перья усиливают теплозащитную роль оперения (задерживают воздух), а нитевидные перья несут осязательную функцию.

Несущие плоскости крыла образованы маховыми перьями, отличающимися от обычных контурных большей величиной и прочностью. К костям кисти прикрепляются первостепенные маховые (рис. 98, 1), к предплечью – второстепенные (рис. 98, 2) перья. Промежуток между телом и второстепенными маховыми закрыт пучком перьев, укрепляющихся в коже плеча; их называют третьестепенными маховыми (рис. 98, 3). Прочность крыла увеличивается тем, что основания маховых перьев прикрыты несколькими слоями верхних и нижних кроющих перьев крыла. На рудименте первого пальца расположено несколько небольших плотных перьев, образующих **крылышко** (alula; рис. 98, 4). Хвост образован крупными рулевыми перьями, основания которых покрыты верхними и нижними кроющими хвоста.

Все перья крыла, черепицеобразно налегая друг на друга, своими опахалами образуют сплошную плоскость. Распрямляя и сгибая крыло, убедитесь, что его подвижность хорошо выражена лишь в одной плоскости; вращательные движения крайне ограничены. Это увеличивает прочность и жесткость крыла, что важно для полета.

В формировании плоскости крыла участвует эластичная складка кожи (треугольная летательная перепонка, patagium; рис. 98, 6), которая сглаживает локтевой сгиб, располагаясь впереди от локтевого сустава и соединяя передние края плеча и предплечья. Изменяя степень

раскрытия крыла, птица может в значительных пределах менять его площадь, что позволяет регулировать режим полета. Разворачивая и складывая веер перьев хвоста, птица изменяет размеры его поверхности, что также важно при некоторых режимах полета, взлете и посадке.

Покрытые плотным роговым чехлом (rhamphotheca) и вытянутые вперед челюсти образуют клюв. Роговой покров верхней части клюва (надклювья) называют **эпитекой**, а нижней части клюва (подклювья) – **гипотекой**. Основание надклювья у некоторых птиц (голуби, совы, дневные хищники, попугаи и др.) покрыто голой, слегка вздутой кожей – **восковицей**, богатой осязательными тельцами. У всех остальных птиц покрытая мелкими контурными перьями кожа непосредственно примыкает к роговому покрову надклювья. Форма и размеры клюва в классе птиц варьируют в очень широких пределах и **отражают пищевую специализацию вида**.

Узкие щелевидные парные ноздри ведут в обонятельную полость, сообщаемую с ротовой полостью узкими щелевидными **хоанами** (choanae).

По бокам головы расположены крупные глаза с хорошо подвижными верхним и нижним веками и тонкой полупрозрачной мигательной перепонкой (прикреплена в переднем углу глазной щели). Кзади и книзу от глаз расположено отверстие наружного слухового прохода, прикрытое несколько видоизмененными контурными перьями; этот канал ведет к барабанной перепонке. Ограниченная ею барабанная полость (полость среднего уха) сообщается с ротовой полостью узкой слуховой, или **евстахиевой, трубой** (tuba auditiva).

Перережьте ножницами суставы и мышцы в углах рта, широко раскройте клюв и осмотрите строение ротовой полости. Зубы у птиц отсутствуют. На дне ротовой полости между ветвями нижней челюсти лежит длинный, подвижный, заостренный спереди язык. В задней части языка образуются бахромки и шипики, помогающие заглатыванию пищи. Позади основания языка между двумя складками слизистой оболочки продольно расположено отверстие с зубчатыми краями – гортанная щель, ведущая в небольшую по размерам верхнюю гортань (larynx); она ограничена, как и у пресмыкающихся, тремя хрящами. На уровне гортанной щели начинается глотка, выстланная слизистой оболочкой с сильно выраженной складчатостью. Глотка незаметно переходит в пищевод. В ротовую полость открываются протоки нескольких пар слюнных желез (их рассмотрение требует специального препарирования).

У основания хвоста на нижней поверхности тела находится поперечная щель – отверстие клоаки (cloaca), ограниченное узким валиком голой кожи. На спинной поверхности у основания хвоста прощупывается парная копчиковая железа; раздвинув перья, легко увидеть ее сосочек. При надавливании на железу из сосочка появляется капелька секрета.

Бедро и голень у голубей (как и у большинства видов птиц) покрыты перьями. Цевка и пальцы покрыты роговыми щитками, гомологичными чешуе пресмыкающихся. Последние фаланги пальцев несут хорошо развитые роговые когти. У птиц обычно только четыре пальца, пятый исчез. Первый палец направлен назад (у многих водоплавающих и некоторых наземных видов он недоразвит или даже совсем редуцирован), а три (второй – четвертый) – вперед.

Вскрытие.

1) Расправить конечности, положить голубя на спину в ванночку.

2) Сделать скальпелем продольный разрез кожи посередине груди. Введя в разрез тупую ветвь ножниц, провести разрез вперед до основания шеи и назад до клоаки. Пальцами раздвинуть кожу в стороны от разреза (рис. 99, А); при этом обнажаются киль грудины (рис. 99, 1) и лежащие справа и слева от него мощные грудные мышцы (musculus pectoralis; рис. 99, 2). При их сокращении крылья опускаются. Далее пальцами отделите кожу на шее, стараясь не повредить лежащий под кожей у основания шеи тонкостенный зоб (рис. 99, 8).

3) Вплотную к килю грудины (справа и слева от него) сделать скальпелем два глубоких разреза, чтобы скальпель дошел до тела грудины. Продолжить разрезы вперед так, чтобы скальпель скользил вдоль вилочки (слившихся ключиц), и довести разрез до плечевого сустава. Позади разрезы должны заканчиваться у заднего края грудины.

4) Скальпелем сдвигая мышцы с кости, отвернуть их влево и вправо (рис. 99, Б). Сдвигая мышцы с грудины, будьте осторожны, когда подойдете к краю грудины в верхней ее трети (рис. 99, В, 6); здесь в грудные мышцы входят из полости тела крупные кровеносные стволы, и нужно постараться их не повредить. Впереди переднего края грудины сдвинуть мышцы так, чтобы были видны отходящие от грудины к плечевому суставу коракоиды. Под грудной мышцей,

прикрепляясь к груди и к ее килю, лежит значительно меньшая по размерам надкоракоидная мышца (*musculus suracoracoideus*; рис. 99, 3); при ее сокращении крыло поднимается. Соотношение размеров этих мускулов показывает, что подъем крыла в полете требует значительно меньших затрат энергии, чем его опускание.

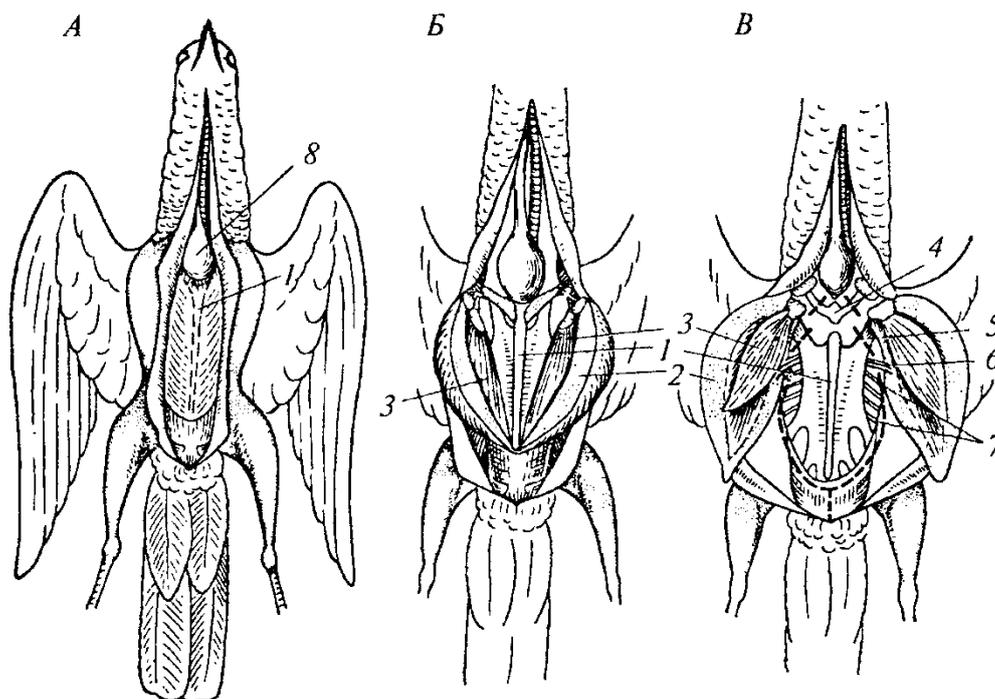


Рис. 99. Последовательность проведения вскрытия птицы:

А – сделать разрез кожи от клоаки до основания шеи; пальцами раздвинуть кожу в стороны от разреза и затем пальцами разорвать кожу на шее; стараясь не повредить тонкостенный зоб (8); Б – скальпелем прорезать мышцы по бокам киля грудины и сдвинуть их в стороны, обнажив грудину; В – ножницами разрезать ребра, прикрепляющиеся к краям грудины (положение разреза показано пунктиром; не перерезать пучки кровеносных сосудов!); перерезать коракоиды и обе ветви вилочки; снять грудину, осторожно перерезая пленки, соединяющие ее с внутренними органами: 1 – киль грудины; 2 – грудная мышца; 3 – надкоракоидная мышца; 4 – вилочка; 5 – коракоид; 6 – пучок кровеносных сосудов; уходящих в грудные мышцы; 7 – ребра; 8 – зоб

5) Сделать ножницами небольшой разрез брюшной стенки и, введя внутрь тупую (!) ветвь ножниц, вести разрез вперед (по обеим сторонам грудины), перерезая брюшную стенку и ребра (рис. 99, В). Очень осторожно (самыми кончиками ножниц) прорезать первое ребро; сразу за ним лежит пучок крупных кровеносных сосудов, которые нужно сохранить (рис. 99, В, 6).

6) Ножницами перерезать обе ветви вилочки и примерно посередине – оба коракоида (при этом нужно приложить заметное усилие). Затем, взяв пальцами киль, постепенно приподнимать задний край грудины, одновременно скальпелем подрезая тонкие пленки, идущие от грудины к внутренним органам (нужно резать скальпелем по кости!). Постепенно таким образом полностью освободить всю грудину и снять ее.

7) Разрезать ножницами (тупой конец внутрь) брюшную стенку до клоаки. Образовавшиеся кожно-мышечные лоскуты брюшной стенки отвести в стороны и обрезать их ножницами.

Общая топография внутренних органов

Ввести через ротовую полость в трахею оттянутый конец стеклянной трубки, слегка подуть в него: наполнятся оставшиеся неповрежденными некоторые воздушные мешки (рис. 100, 6) они видны в виде полостей, ограниченных тонкими, легко растяжимыми прозрачными пленками. При аккуратном препарировании обычно сохраняются лежащие по бокам от кишечника брюшные и задние грудные воздушные мешки. Полностью все воздушные мешки и их связь с легкими можно рассмотреть лишь на специально изготовленных инъецированных препаратах дыхательной системы.

Ознакомившись с общим расположением внутренних органов (рис. 100), приступить к последовательному рассмотрению отдельных систем в порядке, изложенном ниже.

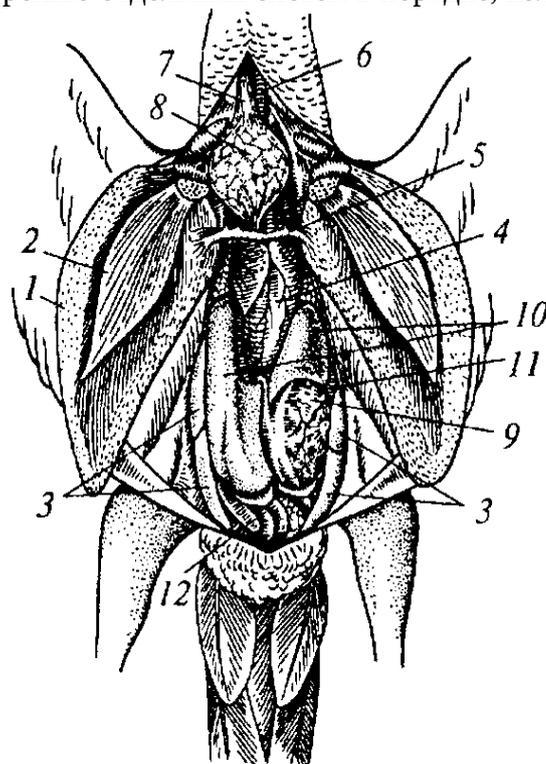


Рис. 100. Общая топография внутренних органов голубя:

1 – грудная мышца; 2 – надкоракоидная мышца; 3 – воздушные мешки (сохранившиеся); 4 – сердце; 5 – безымянные артерии; 6 – трахея; 7 – пищевод; 8 – зуб; 9 – мускульный желудок; 10 – печень; 11 – селезенка; 12 – петли кишечника

Кровеносная система. В передней части полости тела лежит крупное сердце (сог; рис. 100, 4). Его покрывает тонкостенная околосердечная сумка (pericardium); на ней иногда бывают тонкие пленки жира. Пинцетом нужно оттянуть околосердечную сумку на вершине сердца и прорезать ножницами; введя в разрез тупой конец ножниц, осторожно разрезать сумку до сосудов и, пользуясь пинцетом и препаровальной иглой, осторожно снять ее. В верхней части сердца хорошо видны два отчетливо отделенных друг от друга относительно тонкостенных темных предсердия: более крупное правое (atrium dextrum; рис. 101, 1) и несколько меньшее левое (от наблюдателя – справа; atrium sinistrum; рис. 101, 2).

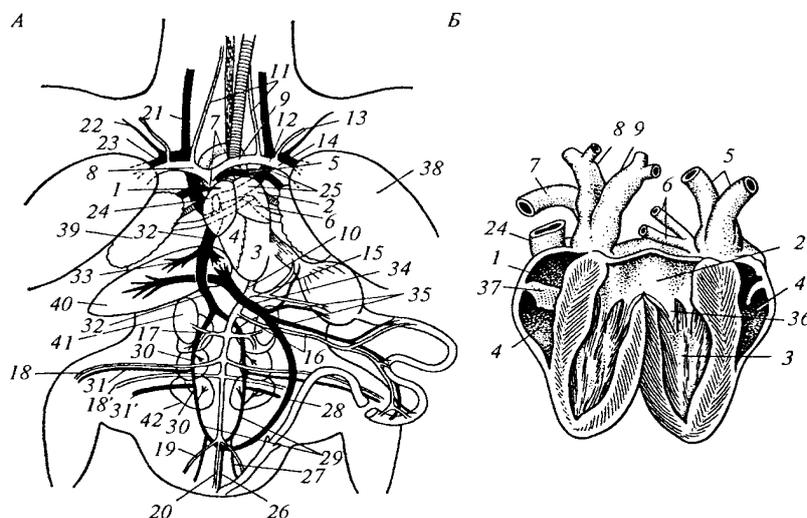


Рис. 101. Схема кровеносной системы голубя:

А – общий вид (белым цветом показаны кровеносные сосуды с артериальной кровью; черным – с венозной); Б – вскрытое сердце: 1 – правое предсердие; 2 – левое предсердие; 3 – левый желудочек; 4 – правый желудочек; 5 – легочная артерия; 6 – легочная вена; 7 – правая дуга аорты; 8 – правая безымянная артерия; 9 – левая безымянная

артерия; 10 – спинная аорта; 11 – общая сонная артерия; 12 – подключичная артерия; 13 – плечевая артерия; 14 – грудная артерия; 15 – внутренностная артерия; 16– брыжеечная артерия; 17– почечная артерия; 18 – бедренная артерия; 18' – седалищная артерия; 19 – подвздошная артерия; 20 – хвостовая артерия; 21 – яремная вена; 22 – плечевая вена; 23 – грудная вена; 24 – правая передняя полая вена; 25 – левая передняя полая вена; 26 – хвостовая вена; 27 – внутренняя подвздошная вена; 28 – копчиково-брыжеечная вена; 29 – воротная вена почек; 30 – общая подвздошная вена; 31 – бедренная вена; 31' – седалищная вена; 32 – задняя полая вена; 33 – печеночные вены; 34 – воротная вена печени; 35 – вены пищеварительного тракта; 36 – трехстворчатый клапан между левым предсердием и левым желудочком; 37 – клапан между правым предсердием и правым желудочком; 38 – грудные мышцы; 39 – легкое; 40 – печень; 41 – семенник; 42 – почка

Границу между предсердиями и желудочками обычно обозначает поперечная полоска жира. Желудочки светлее; граница между более толстостенным и большим по внешнему объему левым желудочком (*ventriculus sinister*; рис. 101, 3) и полностью от него отделенным правым желудочком (*ventriculus dexter*; рис. 101, 4) внешне выражена очень слабо. Таким образом, у птиц сердце четырехкамерное (два предсердия и два желудочка); правая венозная и левая артериальная половины сердца изолированы друг от друга, поэтому большой и малый круги кровообращения полностью разобщены.

От правого желудочка отходит единственный сосуд – легочная артерия (*arteria pulmonalis*; рис. 101, 5), сразу же у сердца разделяющаяся на правую и левую легочные артерии, несущие венозную кровь соответственно в правое и левое легкие. Легочные артерии можно увидеть, если пинцетом несколько оттянуть к себе лежащие прямо на предсердиях безымянные артерии (рис. 101, 8, 9). Из легких окисленная артериальная кровь по легочным венам (*vena pulmonalis dextra et vena pulmonalis sinistra*; рис. 101, 6) вливается в левое предсердие. Если пинцетом отвернуть кверху вершину сердца и пальцем слегка подавить легкое, то легочные вены станут видны отчетливее. Правый желудочек – легкие – левое предсердие – таков малый круг кровообращения.

Левый желудочек – сосуды всего тела – правое предсердие – таков большой круг кровообращения. От левого желудочка отходит единственный сосуд – правая дуга аорты (*arcus aortae dexter*; рис. 101, 7). Сразу же по выходе из сердца она отделяет два мощных артериальных ствола – правую и левую безымянные артерии (*arteria anonyma dextra et arteria anonyma sinistra*; рис. 101, 8, 9). Отослав безымянные артерии, дуга аорты проходит несколько вперед (это видно, если пинцетом осторожно оттянуть к себе правую безымянную артерию) и, круто повернув над правым бронхом на спинную сторону, направляется назад вдоль позвоночного столба как спинная аорта (*aorta dorsalis*; рис. 101, 10).

Каждая из безымянных артерий в свою очередь делится на две ветви. Одна из них – общая сонная артерия (*arteria carotis communis*; рис. 101, 11 – идет в голову. Вторая, более мощная подключичная артерия (*arteria subclavia*; рис. 101, 12) почти сразу же (через 2–4 мм) вновь разделяется на два ствола: идущую в крыло плечевую артерию (*arteria brachialis*; рис. 101, 13) и ветвящуюся в мышцах грудины мощную грудную артерию (*arteria pectoralis*; рис. 101, 14).

У некоторых видов птиц правая общая сонная артерия отсутствует, у других правая и левая общие сонные артерии почти сразу же после своего обособления вновь сливаются в единый ствол.

Если отвернуть влево печень и приподнять желудок и петли кишечника (для этого нужно порвать пленки воздушных мешков), станет видна проходящая вдоль позвоночного столба тонкая спинная аорта. От нее на уровне желудка отходит внутренностная, или чревная, артерия (*arteria coeliaca*; рис. 101, 15), а в 4–6 мм далее – брыжеечная артерия (*arteria mesenterica*; рис. 101, 16), они снабжают кровью печень, желудок и кишечник. На уровне почек спинная аорта отделяет парные почечные артерии (*arteria renalis*; рис. 101, 17), затем снабжающие кровью задние конечности более крупные бедренные артерии (*arteria femoralis*; рис. 101, 18) и седалищные (*arteria ischiadica*; рис. 101, 18). После этого спинная аорта распадается на парные подвздошные (*arteria iliaca*; рис. 101, 19) и непарную хвостовую (*arteria caudalis*; рис. 101, 20) артерии.

По бокам шеи проходят парные очень мощные яремные вены (*vena jugularis*; рис. 101, 21), несущие венозную кровь из головы и шеи. Каждая яремная вена сливается с плечевой (*vena brachialis*; рис. 101, 22), идущей из крыла, и крупной грудной веной (*vena pectoralis*; рис. 101, 23), которая несет кровь от грудных мышц. В результате слияния этих трех вен с каждой стороны образуются широкие и короткие передние полые вены (*vena cava anterior dextra et vena cava anterior sinistra*; рис. 101, 24, 25). Правая передняя полая вена лежит кнаружи от правой безымянной артерии и впадает в передний край правого предсердия. Левая (от наблюдателя

правая) передняя полая вена лежит снаружи от левой безымянной артерии, далее идет по спинной стороне сердца, огибая левое предсердие, и впадает в правое предсердие рядом с задней полой веной (см. ниже; это хорошо видно, если откинуть вершину сердца вверх). Венозная пазуха у птиц не развита.

Для рассмотрения венозной системы заднего отдела тела нужно отвернуть влево печень и пальцами приподнять все петли кишечника, сдвигая их влево. Теперь видно, что от области клоаки идет несколько мелких, но отчетливо заметных вен: хвостовая (*vena caudalis*; рис. 101, 26) и парные внутренние подвздошные (*vena iliaca interna*; рис. 101, 27). Они сливаются вместе и дают начало трем венам: в брыжейке рядом с кишечником проходит через брюшную полость и впадает в печень копчиково-брыжеечная вена (*vena cossygeomesenterica*; рис. 101, 28) две другие вены – правая и левая воротные вены почек (*vena portae renalis dextra et vena portae renalis sinistra*; рис. 101, 29) – входят в задние отделы почек.

В отличие от пресмыкающихся у птиц только часть крови из воротных вен почек расходуется по капиллярам почечной ткани; значительно большая часть крови идет по крупным сосудам – продолжениям воротных вен – общим подвздошным венам (*vena iliaca communis*; рис. 101, 30). Поэтому говорят *о частичной редукции воротной системы почек у птиц*. Общие подвздошные вены проходят через почки, принимая несущие кровь из задних конечностей седалищные (*vena ischiadica*; рис. 101, 31') и бедренные (*vena femoralis*; рис. 101, 31), а также почечные вены и выйдя из почек, сливаются вместе, образуя заднюю полую вену (*vena cava posterior*; рис. 101, 32). Чтобы увидеть образование задней полой вены, нужно пинцетом слегка сдвинуть в сторону семенники или яичник, прикрывающие место ее формирования. Почти сразу же после образования задняя полая вена идет в правую долю печени и проходит через нее, не давая ответвлений, а только принимая в себя печеночные вены (*vena hepatica*; рис. 101, 33); на препарате их не видно, так как они лежат внутри печени. Из печени задняя полая вена идет толстым стволом и впадает в правое предсердие.

Воротная вена печени (*vena portae hepatis*; рис. 101, 34) образована уже упоминавшейся копчиково-брыжеечной веной (рис. 101, 28) и несколькими венами (рис. 101, 35), несущими кровь от пищеварительного тракта. Почти сразу же после своего образования эта широкая вена разделяется на два коротких сосуда, входящих в правую и левую доли печени: здесь они распадаются на систему капилляров. Воротная вена печени лежит в складке брюшины, связывающей петлю двенадцатиперстной кишки с правой лопастью печени; ее можно увидеть, если приподнять кверху обе лопасти печени.

После изучения схемы кровеносной системы следует познакомиться со строением сердца. Для этого надо оттянуть его несколько кверху и назад, перерезать возможно дальше от сердца выходящие из него артерии и впадающие вены и выделить этот орган. Разрезать сердце вдоль так, чтобы на одной стороне были дуга аорты с отходящими от нее безымянными артериями, а на другой – легочные артерии (рис. 101, Б). Стенки левого желудочка значительно толще, чем правого; больше и его полость. Вход из левого предсердия в левый желудочек ограничивает трехстворчатый клапан (рис. 101, 36), створки которого сухожильными нитями прикрепляются к сосочковым мышцам стенки желудочка. Этот клапан не пропускает кровь в предсердие при сокращении (систоле) желудочка. Вход из правого предсердия в правый желудочек закрывает более простой мышечный клапан (рис. 101, 37). Вводя иглу в правую дугу аорты и в одну из легочных артерий, можно увидеть, где они выходят из желудочков. Входы в артерии закрыты полулунными клапанами, которые не дают крови вновь возвращаться в желудочки, когда начинается их расслабление (диастола).

Дыхательная система. Через ноздри и внутренние отверстия обонятельной полости – хоаны – воздух попадает в ротовую полость. Далее дыхательный путь идет через гортанную щель в верхнюю гортань и далее в трахею (trachea; см. рис. 100, 6). Она представляет собой длинную гибкую трубку, поддерживаемую плотными хрящевыми (иногда частично окостеневающими) кольцами. В связи с удлинением шеи у птиц трахея значительно длиннее, чем у пресмыкающихся. Войдя в полость тела, она на уровне сердца разделяется на два бронха (рис. 102, 2), впадающих в правое и левое легкие и там сильно ветвящихся.

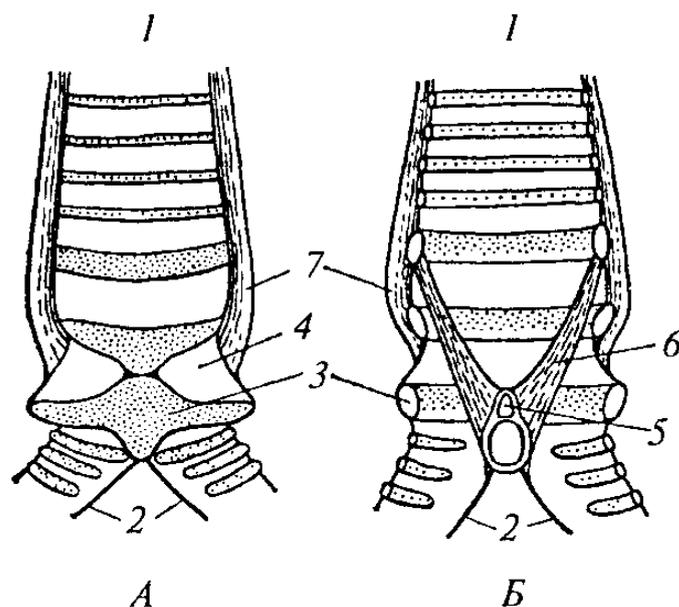


Рисунок 102. Нижняя гортань голубя

А – внешний вид; Б – продольный разрез: 1 – трахея; 2 – бронхи; 3 – нижнее кольцо трахеи; 4 – голосовая перепонка; 5 – козелок; 6 – полулунная складка; 7 – бронхо-трахейные мышцы

Нижняя часть трахеи и начальные участки бронхов образуют характерную только для птиц нижнюю гортань (synginx; рис. 102) – голосовой аппарат, строение которого очень сильно варьирует у разных видов птиц. Между нижним (рис. 102, 3) и вышерасположенным кольцом трахеи натянута тонкая пленка – голосовая перепонка (рис. 102, 4).¹ У некоторых птиц это кольцо разрастается в большое костное вздутие – барабан, служащий для усиления издаваемых звуков. От места соединения бронхов внутрь полости нижней гортани вдается хрящевой выступ – **козелок** (рис. 102, 5), от которого к дорсальной стенке трахеи проходит тонкая, так называемая полулунная складка слизистой оболочки (рис. 102, 6). Колебания полулунной складки и голосовой перепонки, возникающие при прохождении воздуха через нижнюю гортань при вдохе и выдохе, служат источником звуков. Узкие полоски бронхо-трахейных мышц (рис. 102, 7), лежащие по бокам нижней части трахеи и начальных участков бронхов, изменяют натяжение голосовых перепонки, меняя высоту издаваемых звуков и их модуляцию.

Парные легкие (pulmones) птиц невелики по размерам и плотно прикреплены к ребрам по бокам позвоночного столба. Их хорошо видно, если несколько сдвинуть в сторону печень. Разрезав одно из легких скальпелем, можно увидеть плотное губчатое строение легких. От легких у птиц отходят **воздушные мешки** (saccus pneumaticus; см. рис. 100, 3), представляющие собой выросты слизистой оболочки проходящих через легочную ткань вентральных ответвлений бронхов. При вскрытии воздушные мешки рвутся, а их остатки в виде обрывков тонких пленок видны на вентральной поверхности легких. При внимательном рассмотрении на заднебоковой поверхности легкого удастся увидеть мелкие отверстия – входы в воздушные мешки.

Акт дыхания птиц, как и у всех амниот, осуществляется движениями грудной клетки. Благодаря сокращениям реберных мышц и подвижности ребер тело грудины отходит от позвоночного столба, объем полости тела увеличивается, растягиваются эластичные воздушные мешки, воздух засасывается в легкие и в задние воздушные мешки (задние грудные и брюшные); в растягивающиеся передние воздушные мешки (межключичный и передние грудные) при этом засасывается воздух из легких. При выдохе грудина придвигается к позвоночному столбу, тело

грудины и внутренние органы сдавливают воздушные мешки, и уже прошедший через легкие воздух из передних воздушных мешков выдавливается в трахею, выводится наружу, а свежий воздух из задних воздушных мешков нагнетается в легкие. Таким образом, у птиц практически непрерывно – и во время вдоха, и во время выдоха – через легкие в одном направлении идет поток свежего воздуха. Такое своеобразное строение дыхательной системы птиц обеспечивает интенсивное насыщение крови кислородом.

Пищеварительная система. Пищеварительная система начинается ротовой полостью. За основанием языка и гортанной щелью лежит вход в пищевод (oesophagus; см. рис. 100, 7; рис. 103, 1) – длинную, легко растяжимую тонкостенную трубку, идущую под кожей вдоль шеи. Начальные участки пищевода отчетливо видны при введении в него через рот ручки препаровальной иглы. В нижней части шеи у голубей образуется двухлопастное расширение пищевода – зоб (ingluvies; см. рис. 100, 8; рис. 103, 2). Он служит для накопления и размягчения пищи (слюной и слизью, выделяемой железами стенок пищевода), а также частичного ее переваривания ферментами, забрасываемыми из железистого желудка. В период выкармливания птенцов у взрослых голубей усиленно делящиеся клетки слизистой оболочки зоба слущиваются в его просвет, образуя творожистую массу («молочко»), отрыжкой которой голуби выкармливают птенцов.

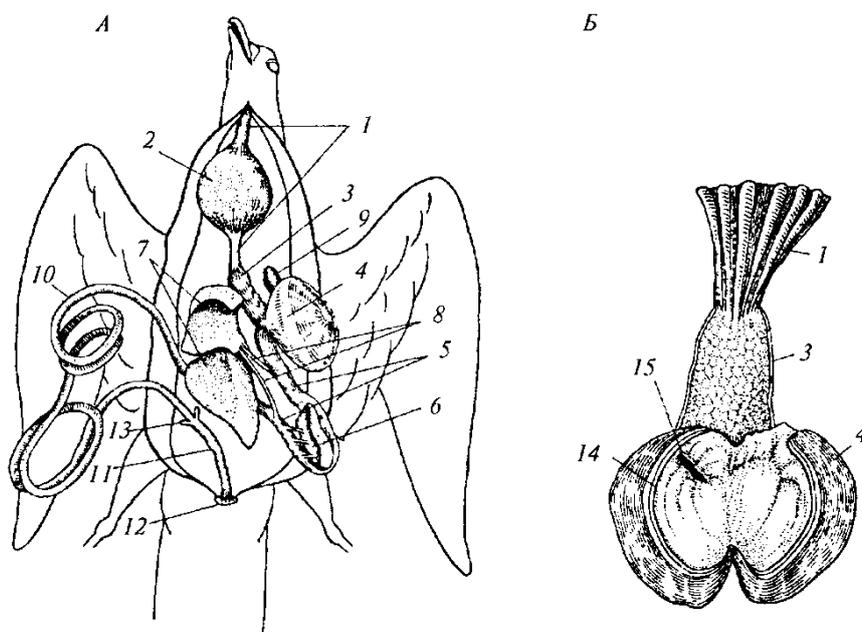


Рис. 103. Схема пищеварительной системы голубя:

А – общий вид; Б – вскрытый желудок: 1 – пищевод; 2 – зоб; 3 – железистый желудок; 4 – мускульный желудок; 5 – двенадцатиперстная кишка; 6 – поджелудочная железа; 7 – печень; 8 – желчные протоки; 9 – селезенка; 10 – петли тонкой кишки; 11 – прямая кишка; 12 – клоака; 13 – слепые кишки; 14 – кутикула мускульного желудка; 15 – вход в двенадцатиперстную кишку

Продолжающийся после зоба короткий участок пищевода без резкой внешней границы переходит в более толстостенный железистый желудок (proventriculus; рис. 103, 3) его видно, если приподнять и сдвинуть кверху (от себя) правую долю печени. Железистый желудок переходит в резко отграниченный от него мускульный желудок (ventriculus; см. рис. 100, 9; рис. 103, 4), имеющий плотные, толстые мышечные стенки. Желудок подвешен к спинной стенке полости тела на тонкой складке брюшины – брыжейке.

От мускульного желудка рядом с впадением в него железистого отходит двенадцатиперстная кишка (duodenum; рис. 103, 5), образующая узкую петлю, которая плотно охватывает компактную, обычно буровато-желтоватого цвета поджелудочную железу (pancreas; рис. 103, 6). Слегка отодвинув поджелудочную железу от восходящего колена двенадцатиперстной кишки, можно увидеть три протока железы, впадающие в кишку.

Печень (hepar; см. рис. 100, 10; рис. 103, 7) прикрывает железистый и большую часть мускульного желудка; правая ее лопасть

заметно больше левой. Желчного пузыря у голубя нет (у большинства других видов птиц желчный пузырь хорошо развит). Если отвернуть обе лопасти печени кверху, станут видны два тонких желчных протока (ductus choledochus; рис. 103, 8), отходящих от центрального участка печени; один впадает в дистальную, другой – в проксимальную часть двенадцатиперстной кишки.

Около спинной поверхности мускульного желудка лежит темно-красная селезенка (lien; рис. 103, 9).

Двенадцатиперстная кишка незаметно переходит в тонкую кишку (intestinum; рис. 103, 10), петли которой подвешены к спинной поверхности полости тела на тонкой пленке – кишечной брыжейке (mesenterium). Тонкая кишка птиц относительно много длиннее, чем у пресмыкающихся. В тазовой области тонкая кишка переходит в короткую прямую кишку (rectum; рис. 103, 11), впадающую в клоаку (рис. 103, 12). На границе между тонкой кишкой и прямой расположены короткие парные выросты – слепые кишки (caecum; рис. 103, 13). У большинства птиц их размеры очень невелики, но у растительноядных куриных, например перепела, слепые кишки длинные.

После рассмотрения основных отделов пищеварительной системы следует вскрыть (ножницами) желудок и пищевод (рис. 103, Б). Внутренняя стенка пищевода образует многочисленные продольные складки, обеспечивающие его легкую растяжимость. Стенки железистого желудка заметно толще стенок пищевода. Его внутренняя слизистая оболочка имеет сетчатый вид; на ее поверхности разбросаны многочисленные отверстия желез (рассмотрите в лупу), выделяющих пищеварительные ферменты. Мускульный желудок имеет очень мощные мускулистые стенки, а его внутренняя поверхность выстлана плотной рогоподобной кутикулой – затвердевшим секретом желез этого отдела желудка. Сильные, ритмичные сокращения мускульного желудка обеспечивают перетирание пищи. Этому помогают складки и утолщения кутикулы, а также камешки, заглатываемые птицами и задерживающиеся в полости мускульного желудка. Дифференцировка желудка на два отдела – приспособление для очень сильного измельчения пищи при отсутствии зубов, а также для более полного и более быстрого ее переваривания.

Мочеполовая система. Как и у всех амниот, парные почки (ren; рис. 104, 1) птиц метанефрического типа. Они довольно велики по размерам, отчетливо дольчатые (у голубя каждая состоит из трех долей) и лежат в углублениях тазового пояса, тесно с ним срастаясь. От внутренней поверхности каждой почки на границе между передней и средней лопастью отходит тонкая прямая трубочка – мочеточник (ureter; рис. 104, 2) он проходит сбоку от позвоночника и впадает в клоаку. На вентральной поверхности почек, около их переднего края, располагаются небольшие, обычно желтого цвета компактные тельца – надпочечные железы, или надпочечники (glandula suprarenalis; рис. 104, 4) у самцов они обычно прикрыты семенниками.

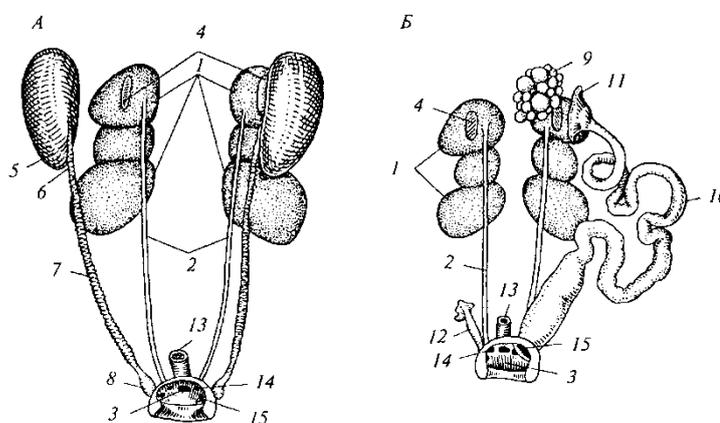


Рис. 104. Мочеполовая система голубя:

А – самец; Б – самка: 1 – почки; 2 – мочеточник; 3 – полость клоаки; 4 – надпочечник; 5 – семенник; 6 – придаток семенника; 7 – семяпровод; 8 – семенной пузырек; 9 – яичник; 10 – левый яйцевод; 11 – воронка яйцевода; 12 – остаток редуцированного правого яйцевода; 13 – прямая кишка; 14 – мочевое отверстие; 15 – половое отверстие

Половые железы самцов – беловатые парные овальные семенники (testis; рис. 104, 5) – лежат около передних концов почек. К внутренней поверхности каждого семенника примыкает очень небольшое, плохо видимое вздутие – придаток семенника (epididymis; рис. 104, 6), представляющий собой остаток мезонефрической почки. От придатка семенника отходит тонкий семяпровод (vas deferens; рис. 104, 7), гомологичный вольфову каналу. Семяпроводы идут параллельно мочеточникам по спинной стороне брюшной полости и впадают в клоаку.

У самок у передней доли левой почки лежит непарный, имеющий зернистое строение яичник (ovarium; рис. 104, 9); правый яичник у птиц редуцируется. К периоду размножения зернистость яичника сильно увеличивается и становятся ясно различимыми отдельные фолликулы, внутри которых формируются богатые желтком яйцеклетки. В связи с редуциацией правого яичника редуцируется и правый яйцевод (у некоторых самок иногда бывает замечен его рудимент). Левый яйцевод (oviductus; рис. 104, 10) – гомолог мюллерова канала – представляет собой длинную трубку, широкой воронкой (infundibulum; рис. 104, 11) открывающуюся в полость тела около вершины левой почки. Задний конец яйцевода заметно утолщен и впадает в левую половину клоаки.

Вне периода размножения яйцевод имеет вид тонкой трубки, прилегающей к спинной стороне брюшной полости. К моменту яйцекладки он сильно утолщается и удлиняется; одновременно увеличиваются и размеры воронки. Созревшая яйцеклетка через разрыв стенки фолликула выпадает в полость тела и затем попадает в воронку яйцевода. Движением мерцательного эпителия воронки и гладкой мускулатуры стенок яйцеклетка перегоняется в яйцевод, где происходит оплодотворение. Сокращениями стенок яйцевода яйцо передвигается по направлению к клоаке; вокруг него за счет выделений желез стенок яйцевода формируются сложные оболочки: толстая белковая оболочка – собственно белок яйца, тоненькие пленки подскорлуповых оболочек и известковая скорлупа.

Клоака (cloaca; рис. 104, 3) – полость, в которую открываются прямая кишка, парные мочеточники и парные семяпроводы (у самцов) или непарный яйцевод (у самок). Мочевого пузыря у птиц нет, и попадающая по мочеточникам в клоаку моча выводится непосредственно наружу. В задний отдел клоаки впадает проток лежащей на ее спинной поверхности фабрициевой сумки. Она хорошо развита у птенцов, затем сильно уменьшается и обычно исчезает у птиц, достигших половой зрелости. Фабрициева сумка служит органом, продуцирующим лимфатические клетки. Клоака открывается наружу поперечным отверстием, в стенках которого располагаются раскрывающие и закрывающие его мышцы.

Изучение скелета птиц

В скелете птиц отчетливо выражены черты, связанные с приспособлением к полету. Плоские кости обычно очень тонкие, губчатые. В больших трубчатых костях хорошо развиты полости, заполненные костным мозгом или воздухом. Все это обеспечивает повышенную прочность скелета и заметно облегчает его. Нужно, однако, иметь в виду, что общая масса скелета птиц составляет 8–18% от массы тела, т. е. примерно столько же, сколько и у млекопитающих (6–14% веса тела), хотя у последних кости толще, а воздушные полости в них отсутствуют. Это объясняется тем, что у птиц значительно больше относительная длина скелетных элементов конечностей и некоторых других костей.

Скелет птиц подразделяется на осевой скелет, грудную клетку (грудина и ребра), череп, скелет конечностей и их поясов.

Осевой скелет. Грудная клетка. Осевой скелет, или позвоночный столб (columna vertebralis), как и у пресмыкающихся, разделяется на пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой.

Шейный отдел очень подвижен (птицы легко поворачивают голову на 180°, некоторые даже на 270°). Число шейных позвонков варьирует в широких пределах: от 11 (попугаи) до 23–25 (лебеди, утки); у вороны, голубя 14 шейных позвонков.

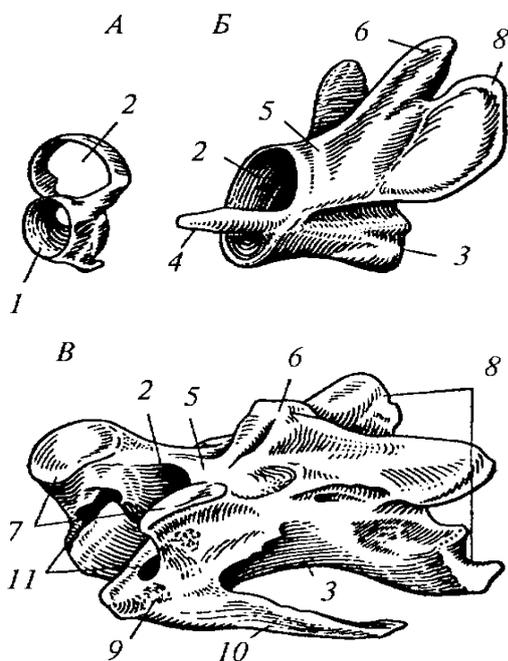


Рис.105. Шейные позвонки вороны

А – атлант; Б – эпистрофей; В – средний шейный позвонок: 1 – сочленовная ямка для затылочного мыщелка; 2 – канал для спинного мозга; 3 – тело позвонка; 4 – зубовидный отросток; 5 – верхняя дуга; 6 – остистый отросток; 7 – передние сочленовные отростки; 8 – задние сочленовные отростки; 9 – поперечный отросток; 10 – шейное ребро; 11 – позвоночное отверстие

Первый шейный позвонок – атлас, или атлант (atlas; рис. 105, А), имеет форму кольца. На нижней части его передней поверхности есть глубокая сочленовная ямка, в которую входит затылочный мыщелок черепа; на нижней задней поверхности – сочленовная плоскость для соединения со вторым шейным позвонком. Просвет полости кольца разделен на две части поперечной сухожильной, обычно окостеневающей связкой: через верхнюю проходит спинной мозг, а в нижней помещается зубовидный отросток второго позвонка.

Второй шейный позвонок – эпистрофей (epistrophus; рис. 105, Б) – имеет хорошо развитое тело с направленным вперед зубовидным отростком (рис. 105, 4). По происхождению зубовидный отросток – тело первого позвонка, обособившееся и сросшееся с телом второго позвонка. Сбоку расположены поперечные отростки. К ним крепятся шейные мышцы, соединяющие второй позвонок с затылочным отделом черепа и другими шейными позвонками. Над телом позвонка расположена хорошо развитая верхняя дуга (рис. 105, 5), через просвет которой проходит спинной мозг.

Остальные шейные позвонки имеют гетероцельное строение: довольно длинное тело каждого позвонка (corpus vertebrae; рис. 105, 3) на передней и задней стороне имеет седловидные сочленовные поверхности. Такой характер сочленения при значительной подвижности позвонков друг относительно друга как в вертикальной, так и в горизонтальной плоскостях надежно препятствует их взаимному скручиванию и возможному повреждению спинного мозга. Это обеспечивает наряду со сложной системой дифференцированных шейных мышц большую подвижность шеи, что очень важно для птиц (компенсация неподвижного скелета туловища, возможность менять положение центра тяжести в полете, сгибая и выпрямляя шею, возможность сложных движений головы при чистке оперения, постройке гнезда и т. п.).

Над телом позвонка расположена верхняя дуга (arcus neuralis; рис. 105, 5), заканчивающаяся остистым отростком (processus spinosus; рис. 105, 6); в канале дуги проходит спинной мозг. От передней и задней поверхности дуги отходят парные сочленовные отростки (рис. 105, 7, 8), соединяющиеся с такими же отростками соседних позвонков. Такой тип сочленения обеспечивает прочность соединения позвонков друг с другом при сохранении значительной подвижности. От боковой поверхности верхних дуг позвонков отходят короткие поперечные отростки (processus transversus; рис. 105, 9). Птицы, как и пресмыкающиеся, имеют шейные ребра (рис. 105, 10) они рудиментарны, и только последние одно-два шейных ребра достаточно длинны и подвижны (рис.

106, 3), но не доходят до грудины. Типичное шейное ребро прирастает своей головкой к телу позвонка, а бугорком – к поперечному отростку. Таким путем образуются позвоночные отверстия (foramen transversarium; рис. 105, 77), создающие с обеих сторон шеи каналы, по которым проходят позвоночная артерия и шейный симпатический нерв. Эта костная защита артерии и нерва особенно важна при длинной, очень подвижной шее.

Грудной отдел у вороны представлен шестью позвонками (у других видов птиц их может быть до 10), часть которых может у некоторых птиц срастаться друг с другом, образуя спинную кость (dorsale; рис. 106, 2).

К грудным позвонкам подвижно прирываются грудные ребра (costa; рис. 106, 4) число их пар равно числу грудных позвонков. Это плоские, слегка изогнутые костные пластинки, состоящие из двух подвижно соединенных друг с другом отделов – спинного и брюшного. Верхний конец спинного отдела ребра имеет два сочленовных отростка: бугорок, прирвляющийся к поперечному отростку, и головку, сочленяющуюся с телом позвонка. Нижний конец брюшного отдела ребра подвижно сочленяется с телом грудины (sternum; рис. 106, 6). Подвижное соединение ребер с грудиной и позвоночным столбом вместе с подвижным сочленением спинного и брюшного отделов ребра обеспечивает возможность значительных изменений объема полости тела путем опускания грудины вниз и поднимания ее к позвоночнику. Подвижность ребер обусловлена сокращениями сильно развитой реберной мускулатуры; эффективность работы межреберных мышц повышается благодаря костным образованиям – крючковидным отросткам (processus uncinatus; рис. 106, 5) ребер, укрепляющимся на спинном отделе и налегающим на последующее ребро.

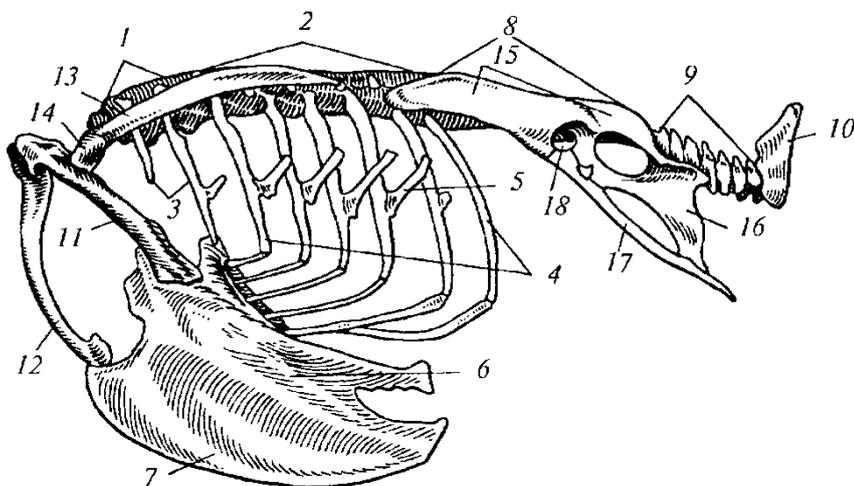


Рис. 106. Скелет туловища вороны сбоку:

1 – последние шейные позвонки; 2 – сросшиеся грудные позвонки (спинная кость); 3 – шейные ребра; 4 – грудные ребра; 5 – крючковидный отросток; 6 – тело грудины; 7 – киль грудины; 8 – сложный крестец; 9 – подвижные хвостовые позвонки; 10 – пигостиль; 11 – коракоид; 12 – вилочка; 13 – лопатка; 14 – суставная впадина для головки плеча; 15 – подвздошная кость; 16 – седалищная кость; 17 – лобковая кость; 18 – вертлужная впадина для сочленения с головкой

Грудина, или грудная кость (sternum; рис. 106, 6), – широкая и длинная, вогнутая изнутри костная пластинка, несущая по средней линии высокий костный гребень – киль грудины (crista sterni; рис. 106, 7). Резкое увеличение поверхности грудины, обусловленное как ее разрастанием, так и образованием кия, – прямое приспособление к полету; оно обеспечивает возможность прикрепления мощных мышц, приводящих в движение крыло. На переднем конце грудины по бокам кия расположены большие сочленовные площадки, необходимые для прочного прикрепления к телу грудины коракоидов (рис. 106, 11). На боковых краях грудины размещаются мелкие углубления – места сочленения с нижними концами брюшных отделов ребер.

За грудным отделом позвоночного столба расположен сложный крестец (synsacrum; рис. 106, 8; рис. 107), представляющий собой слившиеся в общую монолитную кость все поясничные (у ворон и голубей 6), все крестцовые (почти у всех видов птиц 2) и часть хвостовых (3–8) позвонков. Сложный крестец неподвижно срастается с последним грудным позвонком. Границы между

отделами в сложном крестце провести трудно; крестцовые позвонки (рис. 107, 2) бывают заметны лишь по отверстиям между их поперечными отростками и подвздошными костями. Кости тазового пояса (с. 214) так же неподвижно срастаются с позвонками сложного крестца.

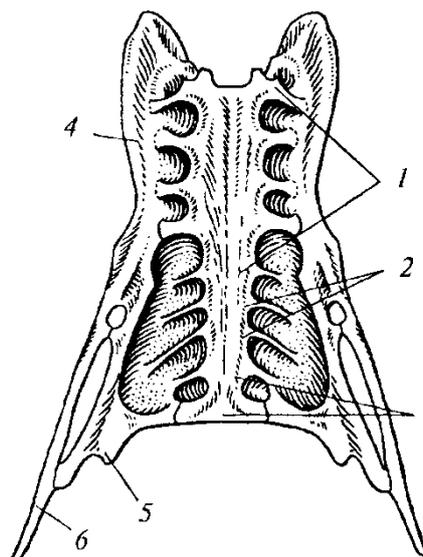


Рис. 107. Сложный крестец вороны (вид снизу):

1 – поясничные позвонки; 2 – крестцовые позвонки; 3 – хвостовые позвонки; 4 – подвздошная кость; 5 – седалищная кость; 6 – локтевая кость

Благодаря срастаниям позвонков туловищный участок осевого скелета птиц представляет собой прочное, монолитное образование, обеспечивающее неподвижность туловища, что крайне важно при полете. Образование сложного крестца, слившегося с костями тазового пояса, создает прочную опору для задних конечностей, на которые давит вся тяжесть тела при движении птицы по земле (рис. 107).

Число свободных, подвижно соединенных друг с другом хвостовых позвонков (рис. 106, 9) у птиц невелико (от 5 до 9; у вороны и голубя – обычно 7). Последние хвостовые позвонки (4– 8) сливаются в вертикально уплощенную пластинку – копчиковую кость (pygostyle; рис. 106, 10), к боковым поверхностям которой веером прикрепляются основания рулевых перьев. Укорочение хвостового скелета увеличивает общую компактность тела (важно с точки зрения аэродинамики). Характер прикрепления рулевых перьев позволяет использовать хвост в полете (добавочная несущая плоскость) и при посадке (торможение).

Череп. Череп птиц тропибазального типа (мозг лежит не между глазницами, а позади них). По сравнению с пресмыкающимися значительно увеличен объем мозговой полости, большие глазницы, появление клюва, полное исчезновение зубов, у большинства птиц хорошо заметно смещение вниз большого затылочного отверстия. Кости черепа настолько тонки, что соединение их друг с другом при помощи швов становится невозможным. Поэтому у птиц большинство костей черепа сливается друг с другом, так что границы между ними хорошо видны только на черепе птенцов. Тонкие кости и редукция зубов сильно облегчают скелет головы. В то же время сложная губчатая внутренняя структура костей черепа сохраняет высокую прочность.

Череп (cranium) делится на мозговой череп (neurocranium), включающий собственно мозговую (черепную) коробку, носовой отдел и область глазниц, и висцеральный череп (splanchnocranium), к которому относятся челюсти (клюв), кости нёба и подъязычный аппарат.

Начнем рассмотрение черепа с затылочной области. На задне- нижней стенке черепной коробки находится большое затылочное отверстие (foramen occipitale magnum; рис. 108, 1), окруженное четырьмя сросшимися затылочными костями. Вентрально расположена основная затылочная кость (basioccipitale; рис.108, 2), по бокам – парные боковые затылочные кости (occipitale laterale или ехоoccipitale; рис.108, J). Основная и боковые затылочные кости образуют единственный, как и у пресмыкающихся, затылочный мыщелок (condylus occipitalis; рис.108, 5), сочленяющий череп с первым шейным позвонком. Над затылочным отверстием располагается верхняя затылочная кость (supraoccipitale; рис.108, 4).

Спереди от верхней и боковых затылочных костей лежат парные теменные кости (parietale; рис. 108, 6). Крышу черепа над глазницами, верхние и задние стенки глазниц и всю переднюю

часть мозговой коробки образуют длинные и широкие лобные кости (frontale; рис. 108, 7). Впереди лобных костей у основания клюва лежат парные носовые кости (nasale; рис. 108, 8) с двумя отростками: верхний идет вперед сбоку от гребня клюва и ограничивает носовое отверстие сверху, верхнечелюстной – вперед и вниз к одноименной кости и ограничивает носовое отверстие сзади. Боковую часть мозговой коробки образуют парные крупные чешуйчатые кости (squamosum; рис. 108, 9), лежащие книзу от лобных и спереди от теменных и боковых затылочных костей. Верхняя височная дуга у птиц отсутствует. Чешуйчатая кость прикрывает ушные кости, которые срастаются вместе и образуют костные стенки среднего и внутреннего уха; снаружи они обычно не видны. При хорошем препарировании черепа в центре ушного прохода (рис. 108, 10) виден конец тонкой столбчатой косточки (или стремени, stapes), образовавшейся в результате окостенения подвеска (hyoman-dibulare) – верхнего элемента подъязычной дуги.

Ниже лобных костей переднюю часть мозговой коробки (она является также задней стенкой глазницы) образуют небольшие парные боковые клиновидные кости (laterosphenoideum; рис. 108, 11). Практически почти всю тонкую межглазничную перегородку образует непарная средняя обонятельная кость (mesethmoideum; рис. 108, 12). Передние стенки глазницы обычно образуют парные слезные кости (lacrimale; рис. 108, 13); у вороны и других воробьиных птиц они очень малы, и основную часть передней стенки глазницы заполняет отросток средней обонятельной кости.

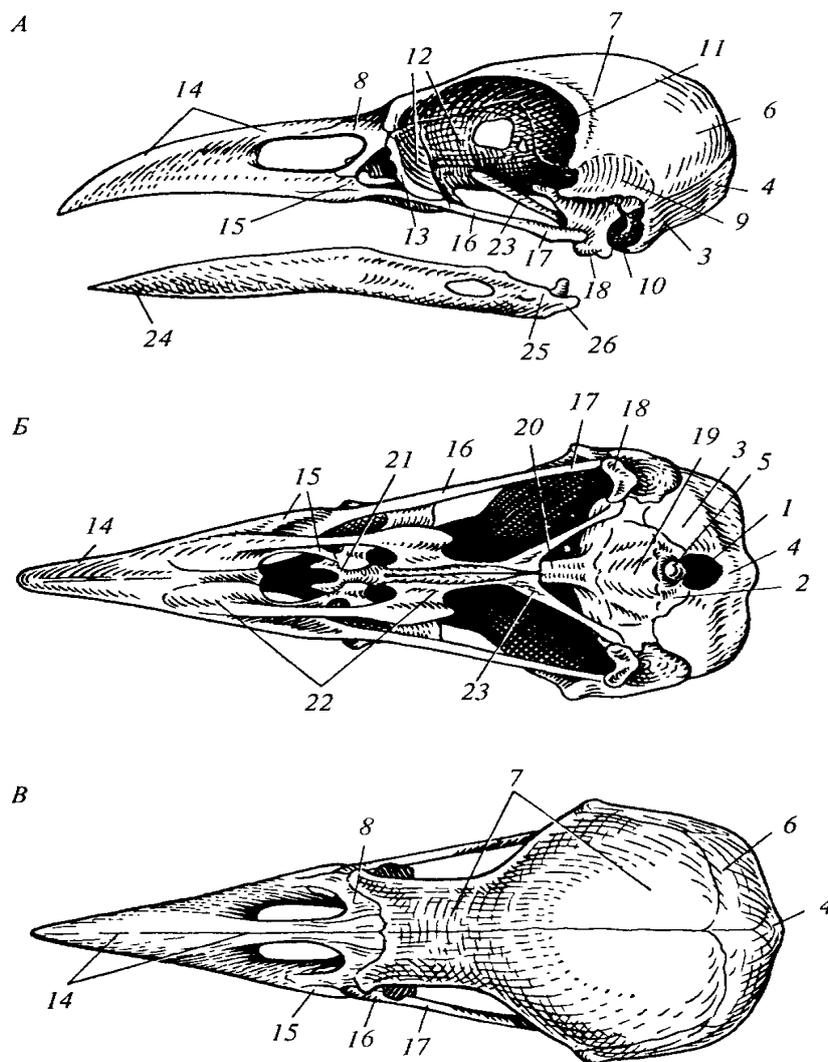


Рис. 108. Череп вороны:

А – сбоку; Б – снизу; В – сверху: 1 – большое затылочное отверстие; 2 – основная затылочная кость; 3 – боковая затылочная кость; 4 – верхняя затылочная кость; 5 – затылочный мышцелок; 6 – теменная кость; 7 – лобная кость; 8 – носовая кость; 9 – чешуйчатая кость; 10 – наружный слуховой проход; 11 – боковая клиновидная кость; 12 – средняя обонятельная кость; 13 – слезная кость; 14 – предчелюстная кость; 15 – верхнечелюстная кость; 16 – скуловая кость; 17 – квадратно-скуловая кость; 18 – квадратная кость; 19 – основная височная кость

(парасфеноид); 20 – клювовидный отросток (рострум) парасфеноида; 21 – сошник; 22 – нёбная кость; 23 – крыловидная кость; 24 – зубная кость; 25 – сочленовная кость; 26 – угловая кость

Клюв птицы состоит из двух частей: надклювья, образованного предчелюстными, верхнечелюстными и носовыми костями, и подклювья. Большую часть надклювья составляют рано сливающиеся воедино предчелюстные кости (praemaxillare; рис. 108, 14). Спереди они образуют выпуклую сверху и слегка вогнутую снизу вершину клюва, а назад продолжают в виде трех парных отростков: 1) лобные отростки соединяются с верхними отростками носовых костей и образуют верхний гребень клюва (ограничивают носовое отверстие сверху и спереди); 2) верхнечелюстные отростки ограничивают носовое отверстие сбоку; 3) нёбные отростки образуют костное дно надклювья (они входят в состав твердого нёба). Небольшие верхнечелюстные кости (maxillare; рис. 108, 15) образуют лишь заднюю нижнюю часть надклювья, соединяясь спереди с одноименными отростками предчелюстных костей; снизу к ним примыкают (сливаясь) передние концы нёбных костей.

От заднего края верхнечелюстной кости отходит назад тонкая костная переключина, состоящая из двух слившихся костей – скуловой (jugale; рис. 108, 16) и квадратно-скуловой (quadratojugale; рис. 108, 17). По своему положению это типичная нижняя дуга, поэтому череп птиц относят к диапсидному типу с редуцированной верхней дугой. Задним концом квадратно-скуловая кость при-членяется к квадратной кости (quadratum; рис. 108, 18). Нижний конец квадратной кости образует суставную поверхность для причленения нижней челюсти, а другой, удлинённый ее конец подвижно сочленяется с чешуйчатой и переднеушной костями.

Посмотрим теперь на череп снизу. В основании черепа, впереди основной затылочной кости (рис. 108, 2) лежит небольшая основная клиновидная кость (basisphenoideum). Она полностью прикрыта широкой основной височной костью (basitemporale; рис. 108, 19) – производной парасфеноида. Передняя часть пара-сфеноида сохраняется в виде направленного вперед узкого клювовидного отростка (rostrum parasphenoidei; рис. 108, 20). Под его передним концом лежит сошник (vomer; рис. 108, 21); по бокам сошника располагаются хоаны – внутренние отверстия ноздрей.

Нёбные отростки предчелюстных и верхнечелюстных костей сливаются с удлинёнными парными нёбными костями (palatinum; рис. 108, 22) и образуют костное дно надклювья, а нёбные отростки верхнечелюстных костей в виде узких пластинок свободно выступают в сторону средней линии, частично заслоняя сошник. Задние, имеющие сложный профиль, концы нёбных костей налегают на клювовидный отросток парасфеноида. В этом месте к нёбным костям причленяются (суставом) парные крыловидные кости (pterygoideum; рис. 108, 23), задние концы которых также суставом соединяются с квадратными костями.

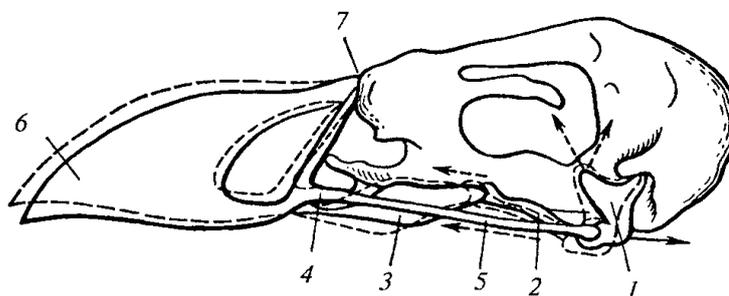


Рис 109. Схема кинетизма черепа птицы. Сплошной линией и пунктиром показано изменение положения надклювья при движении костного нёба:

1 – квадратная кость; 2 – крыловидная кость; 3 – нёбная кость; 4 – скуловая кость; 5 – квадратно-скуловая кость; 6 – надклювье; 7 – место перегиба носовых костей

Эти элементы твердого нёба имеют очень важное значение для движения клюва (рис. 109). Если сокращаются мышцы, соединяющие направленный вперед длинный глазничный отросток квадратной кости со стенками глазницы, то направленный вниз конец квадратной кости несколько подвигается вперед и толкает вперед как крыловидные и нёбные кости (место сочленения этих костей скользит по клювовидному отростку парасфеноида, на который они налегают), так и квадратно-скуловую и скуловую кости. Сила давления по этим двум костным мостикам передается на основание надклювья, благодаря чему вершина надклювья приподнимается кверху.

При этом прогибаются кости у основания гребня надклювья, в области «переносицы». Перегиб облегчен очень сильным истончением костей в этом месте; у ряда видов здесь образуется настоящий сустав. При сокращении мышц, соединяющих череп с нижней челюстью, нижний конец квадратной кости сдвигается назад, оттягивая на себя эти костные связи, и вершина клюва сдвигается книзу¹. ¹ Кинетизм (подвижность) надклювья можно хорошо продемонстрировать на тщательно очищенных черепах гуся, крупной чайки и других птиц или на деревянной схеме – модели черепа.

Описанный сложный костный механизм движения твердого нёба (основа его – подвижно соединенная с черепом сложной формы квадратная кость) дополняется системой дифференцированных челюстных мышц. Все это обеспечивает возможность довольно разнообразных движений клюва, облегчающих захват добычи, чистку оперения, постройку сложного гнезда и т. п. Возможность дифференцированных движений клюва выработалась, видимо, в связи с преобразованием передних конечностей в крылья, выполняющие только функции, связанные с полетом.

Подклювье – нижняя челюсть – представляет собой ряд слившихся костей, из которых наиболее крупные – зубная (*dentale*; рис. 108, 24), сочленовная (*articulare*; рис. 108, 25) и угловая (*angulare*; рис. 108, 26). Челюстной сустав образуют, как обычно, соединяясь друг с другом, квадратная и сочленовная кости.

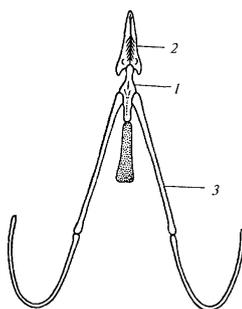


Рис. 110. Подъязычный аппарат вороны:

1 - тело; 2 - скелет собственно язык-ка (производный гиоидов); 3 - рожок (производное первой жаберной дуги)

Остатки гиоида и жаберных дуг превращаются в подъязычный аппарат (рис. 110). У некоторых птиц (например, дятлов) благодаря большой длине рожков и общей подвижности подъязычного аппарата язык может выдвигаться вперед почти на длину клюва, что облегчает захват добычи.

Конечности и их пояса. Пояс передних конечностей (плечевой пояс) птиц образован парными коракоидами, лопатками и ключицами. Мощные удлинённые коракоиды (*coracoideum*; см. рис. 106, 11) своими расширенными нижними концами прочно соединяются мало подвижными суставами с передним краем грудины. Между передними концами коракоидов расположена прикрепляющаяся к ним вилочка (*furcula*; см. рис. 106, 12), возникшая путем слияния обеих ключиц. Длинные и узкие лопатки (*scapula*; см. рис. 106, 13) лежат над ребрами; их передние концы прочно соединены со свободными концами коракоидов. В месте соединения лопатки и коракоида расположена довольно глубокая суставная впадина (см. рис. 106, 14), в которую входит головка плечевой кости.

Мощность костей плечевого пояса и их прочное соединение с грудиной обеспечивают опору для крыльев в полете. Удлинение коракоидов увеличивает площадь прикрепления мышц крыла, а также позволяет вынести вперед плечевой сустав; с этими особенностями связаны удобное складывание крыла в покое и аэродинамически выгодное его положение в полете, когда центры площадей крыльев лежат на линии, проходящей через центр масс птицы. Расположенная между свободными концами коракоидов вилочка обычно играет роль пружины, амортизирующей резкие толчки при взмахах крыла во время полета.

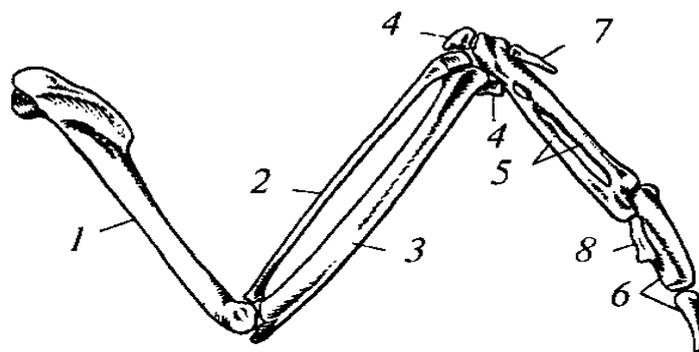


Рис. 111. Скелет крыла вороны:

1 – плечевая кость; 2 – лучевая кость; 3 – локтевая кость; 4 – самостоятельные косточки запястья; 5 – пряжка (слившиеся косточки запястья и пясти); 6 – фаланги пальца; 7 – единственная фаланга I пальца; 8 – единственная фаланга пальца

Скелет передней конечности, превратившейся в крыло, подвергся значительным изменениям. Плечо (humerus; рис. 111, 1) – мощная трубчатая кость, проксимальный конец которой образует уплощенную головку плеча, входящую в суставную впадину плечевого пояса. Мощные эпифизы дистального конца плеча образуют суставные поверхности для сочленения с двумя костями предплечья: более прямой и тонкой лучевой (radius; рис. 111, 2) и более мощной, слегка изогнутой локтевой костью (ulna; рис. 111, 3). На поверхности локтевой кости видны бугорки – места прикрепления очинцов второстепенных маховых перьев. Характер суставных поверхностей локтевого сустава обеспечивает прочное соединение костей плеча и предплечья и ограничивает вращательные движения и в этом суставе. При этом сохраняется большая подвижность в одной плоскости – плоскости крыла, что дает возможность птице складывать крыло в покое и изменять его площадь при изменении режима полета.

Особенно резкие изменения в связи с приспособлением к полету произошли в строении кисти. В проксимальном отделе запястья (carpus) сохраняются только две самостоятельные косточки (рис. 111, 4). Они связками почти неподвижно соединяются с костями предплечья. Подвижный сустав расположен между ними и остальными костями запястья, поэтому его называют интеркарпальным. Остальные кости запястья и все кости пясти (metacarpus) сливаются в единое образование – пряжку (carpometacarpus; рис. 111, 5). Резко редуцируется скелет пальцев. Сохраняются две фаланги II пальца (рис. 111, 6), продолжающие ось пряжки. От I пальца сохраняется одна фаланга (рис. 111, 7), к ней прикрепляется пучок перьев, образующий крылышко (alula; см. рис. 98, 4). III палец представлен также одной фалангой (рис. 111, 8), примыкающей к основанию первой фаланги II пальца.

Описанные изменения в скелете кисти (образование carpometacarpus, редукция пальцев) создают прочную опору для первостепенных маховых перьев – части крыла, несущей в полете наибольшую нагрузку.

Тазовый пояс состоит из трех пар срастающихся вместе костей: широкая и длинная подвздошная кость (ilium; см. рис. 106, 15; рис. 107, 4) на большом протяжении срастается со сложным крестцом. К ее наружному краю прирастает седалищная кость (ischium; см. рис. 106, 16; рис. 107, 5), а ниже расположена направленная назад палочковидная лобковая кость (pubis; см. рис. 106, 77; рис. 107, 6). Все три кости таза образуют вертлужную впадину (acetabulum; см. рис. 106, 18), в которую входит головка бедра.

Большая поверхность тазовых костей и их неподвижное соединение с осевым скелетом обеспечивают прочное прикрепление мощных мышц. Эти особенности тазового пояса определяются тем, что передние конечности выполняют только функцию полета, тогда как при движении по земле вся тяжесть тела приходится лишь на задние конечности.

Лобковые и седалищные кости правой и левой сторон не соединяются друг с другом на брюшной поверхности (см. рис. 107), поэтому таз птиц позволяет откладывать крупные яйца. Такой таз называют открытым; можно предполагать, что он увеличивает подвижность брюшной стенки в тазовой области, способствуя интенсификации дыхания в полете.

Скелет задней конечности представлен мощными трубчатыми костями. Бедро (femur; рис. 112, 1) на проксимальном конце имеет хорошо развитую округлую головку для сочленения с тазовым поясом. На дистальном конце образуются рельефные суставные поверхности для сочленения с

костями голени. В области коленного сустава в мышечном сухожилии лежит коленная чашечка (patella; рис. 112, 2).

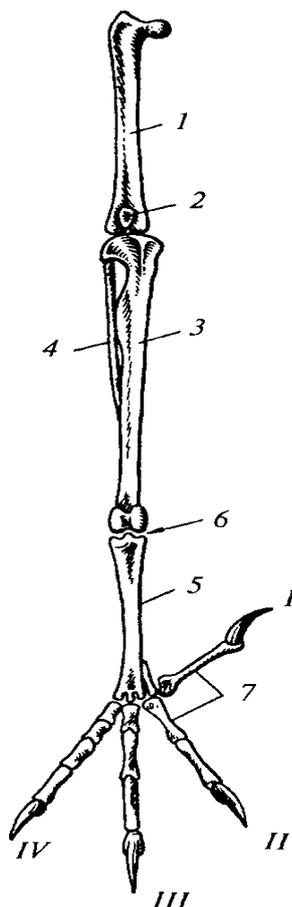


Рис. 112. Скелет задней конечности вороны:

1 – бедренная кость; 2 – коленная чашечка; 3 – голено-предплюсна (tibiotarsus); 4 – малая берцовая кость; 5 – цевка (слившиеся кости предплюсны и плюсны); 6 – интертарзальный сустав; 7 – фаланги пальцев; I – IV – пальцы

Основной элемент голени – массивная большая берцовая кость, с нижним дистальным концом которой сливаются две проксимальные кости предплюсны. Образуется костный комплекс, представляющий собой голено-предплюсню, или тибιο-тарзус (tibiotarsus; рис. 112, 3). Малая берцовая кость (fibula; рис. 112, 4) сильно редуцирована и в виде маленькой тоненькой косточки примыкает к верхней части наружной поверхности большой берцовой кости.

Дистальные элементы предплюсны (tarsus) и 3 элемента плюсны (metatarsus) сливаются у птиц в единую кость – цевку, или плюсно-предплюсню (tarsometatarsus; рис. 112, 5). Благодаря этому в конечности появляется добавочный рычаг. Подвижное сочленение двух рядов костей предплюсны (один ряд образуют кости, приросшие к голени, а другой ряд – кости, слившиеся с плюсной), как и у пресмыкающихся, называется интертарзальным суставом (рис. 112, 6).

На дистальном конце цевки хорошо выражены суставные поверхности для причленения фаланг пальцев (phalanges digitorum; рис. 112, 7). У подавляющего большинства птиц в задней конечности развиваются четыре пальца, из которых I палец направлен назад, а II, III, IV – вперед. Мощные длинные кости скелета задних конечностей, появление добавочного рычага (образование tarsometatarsus), хорошо выраженный рельеф суставных поверхностей – необходимые условия прочности и подвижности задних конечностей.

Заключение

В морфологическом отношении птицы во многом сходны со своими предками – пресмыкающимися. На это указывает целый ряд признаков: почти полное отсутствие кожных желез; роговые чешуи на дистальных отделах задних конечностей; роговой покров клюва; череп диапсидного типа (с редуцированной, однако, верхней дугой), имеющий только один затылочный

мышцелок; состав костей черепа; наличие шейных ребер и крючковидных отростков грудных ребер; открытый таз; большое сходство строения мочеполовой системы и периферических отделов кровеносной системы,

присутствие клоаки, размножение откладыванием яиц, сходство эмбрионального развития и т. п.

В процессе эволюции птицы обособились от рептилий за счет многих, но часто относительно небольших преобразований морфологических структур, обеспечивших существенную интенсификацию физиологических функций и тем самым резко повысивших общий уровень организации птиц по сравнению с пресмыкающимися. Полет и высокая общая подвижность птиц требуют большого расхода энергии и ее быстрой компенсации, поэтому в эволюции птиц большое значение имело становление такой организации, которая обеспечила бы не только механику, но и энергетические потребности полета, существенно повысив интенсивность обмена веществ.

У птиц имеется целый ряд прямых приспособлений к полету. К ним относятся: компактность тела; жесткость и неподвижность туловищного отдела осевого скелета и редукция его хвостового отдела; резкое возрастание размеров грудины и образование на ней киля; прочность пояса передних конечностей (в том числе и образование специального амортизирующего устройства – вилок), строение скелета крыла (включая особенности суставных поверхностей и кардинальные изменения в строении кисти); мощность мускулатуры, поднимающей и опускающей крыло при полете; развитие перьев – легких и прочных роговых образований, создающих несущие плоскости крыльев и хвоста и обеспечивающих обтекаемость тела; редукция зубов, облегчающая скелет головы; редукция мочевого пузыря и прямой кишки (снижение веса тела); общее увеличение объема головного мозга и особенно сильное развитие мозжечка – центра равновесия и координации движений; увеличение массы нервных клеток спинного мозга в области центров, отвечающих за работу крыльев, и т. д.

Клюв с его подвижным скелетным механизмом и дифференцированной мускулатурой стал очень тонко действующим инструментом при выполнении сложных манипуляций. Образование клюва и одновременно увеличение длины и подвижности шеи освободило передние конечности от многих добавочных функций (захват и удерживание добычи, чистка покровов и т. п.) и тем самым способствовало их превращению только в орган полета – крылья. Удлинение шеи и ее высокая подвижность компенсировали неподвижность туловища, а изменения положения головы позволили в каких-то пределах менять положение центра тяжести тела, тем самым регулируя режим полета.

Преобразование передних конечностей сопровождалось укреплением тазового пояса и скелета задних конечностей, а также нарастанием массы их мышц – приспособление для «двуногого» передвижения по земле, ветвям деревьев и т. п.

Полет требует затраты большого количества энергии. Например, у голубя, летящего со скоростью 70 км/ч, расход энергии (мощность) может до 16 раз превосходить ее затраты в покое. Резкое возрастание энергетических возможностей связано с изменениями многих систем органов.

Легкие птиц относительно малы по объему, но велика их губчатость, что увеличивает поверхность газообмена. Сложная система воздушных мешков, связанных с легкими, занимает до 20% объема тела: она значительно повышает объем вдыхаемого воздуха и дает возможность насыщать кровь кислородом как во время вдоха, так и во время выдоха. Чем интенсивнее полет, тем чаще дыхательные движения¹, тем интенсивнее насыщение крови кислородом и удаление из нее углекислоты. Одновременно воздушные мешки осуществляют интенсивную теплоотдачу во время полета, предохраняя организм летящей птицы от перегрева.

Полное разделение большого и малого кругов кровообращения также резко увеличивает возможность насыщения тканей кислородом. Масса сердца у птиц относительно веса тела составляет 0,8–2,5% – это больше, чем у рептилий (0,2–0,3%) и млекопитающих (0,2–1,5%). Относительно велика у птиц и частота сердцебиений: сердце крупных птиц сокращается 140–200 раз в 1 мин, мелких – до 500–600. В полете частота сердцебиений резко возрастает: так, у голубя в покое она равна 170 в 1 мин, а в полете 350–600; у мелких птиц частота пульса в полете достигает 1000 и более ударов в минуту. Большой объем сердца и высокая частота сердечных сокращений обеспечивают быструю циркуляцию крови по организму и, следовательно, интенсивное насыщение тканей и органов питательными веществами и кислородом, а также быстрое освобождение их от углекислоты и продуктов распада.

Дифференцировка желудка на два отдела – железистый и мускульный – существенно улучшает механическую переработку пищи (в мускульном желудке может развиваться давление до 20–30 кг на 1 см²), что способствует ее интенсивному перевариванию. Этому же помогает характерное для некоторых видов птиц отрывание погадок, т. е. непереваренных остатков пищи (хитина, шерсти, костей и т. п.), – таким образом ненужные организму вещества удаляются уже на уровне желудка через пищевод. Интенсивное пищеварение поддерживается и высокой активностью пищеварительных ферментов: скорость переваривания пищи у птиц заметно выше, чем у пресмыкающихся и млекопитающих. Так, воробей переваривает гусеницу за 15 мин, жука – за 1 ч, зерно – за 3–4 ч (считая от времени принятия пищи до вывода ее непереваренных остатков). Интенсивное пищеварение позволяет перерабатывать большое количество пищи, покрывая высокие энергетические потребности организма. Особенности пищеварительной системы и органов захвата пищи наряду с большой подвижностью, развитой высшей нервной деятельностью и более совершенными органами чувств способствовали расширению трофических (пищевых) связей и использованию очень большого числа кормовых объектов.

Высокий уровень обмена веществ (косвенным показателем этого может служить температура тела, которая у крупных видов птиц равна 38–40°C, а у мелких видов достигает 41–43°C) наряду с приобретением высокоэффективного теплоизолирующего покрова из пуха и перьев лежат в основе механизма теплокровности – поддержания температуры тела птиц на постоянном уровне независимо от изменения температуры окружающей среды (гомойотермия).

Значительное увеличение объема головного мозга и числа нервных клеток в нем по сравнению с рептилиями нашли отражение в более высоком уровне высшей нервной деятельности птиц. О нем говорят и очень сложные системные поведенческие реакции – инстинкты (совокупность взаимосвязанных врожденных рефлексов), характерные для вида, и значительное возрастание роли индивидуального опыта каждой особи, т. е. развитие условно-рефлекторной деятельности и способности некоторых видов птиц (например, врановых) к обучению.

Птицы менее плодовиты, чем пресмыкающиеся. Увеличению размеров яиц (откладка яиц обеспечивается открытым тазом) соответствуют размеры вылупившихся детенышей. Сопутствующие размножению сложные поведенческие реакции, которые в совокупности можно назвать «заботой о потомстве» (постройка гнезда, насиживание, выкармливание, обогрев и охрана птенцов и т. п.), создают условия для ускорения эмбрионального и постэмбрионального развития и успешного выживания птенцов.

Совершенство органов движения (высокая подвижность), гомойотермия, сложность высшей нервной деятельности и совершенство органов чувств (особенно зрения и слуха) позволили птицам широко расселиться по всему земному шару. Практически нет на земле ни одного района, включая высокие широты Арктики и Антарктики, где не встречались бы те или иные виды.

Усложнились и стали более разнообразными взаимоотношения птиц с внешним миром и условиями жизни. Так, при сезонных неблагоприятных изменениях условий (наступление зимы), когда пресмыкающиеся и земноводные прекращают свою активность, впадают в состояние оцепенения, у птиц в целом реакции многообразнее и шире. Некоторые из них совершают миграции (протяженностью до 5–10 тыс. км и более), улетаю на зимовку в более благоприятные по погодным и кормовым условиям районы. Вместе с тем значительное число видов остается в умеренных и северных широтах в течение всего года. Переживать суровые условия зимы им помогают разнообразные приспособления. Например, многим видам свойственна резко выраженная сезонная смена кормов: переход зимой на питание менее калорийными, но массовыми кормами (например, тетерев летом питается насекомыми, ягодами, зелеными частями растений, зимой – преимущественно почками и сережками некоторых пород деревьев). Неперелетные (оседлые) птицы совершают небольшие перемещения, концентрируясь на участках с большим количеством пищи (глухарь в сосновых лесах питается хвоей сосны; синицы и вороны кормятся в населенных пунктах и т. п.). Птицы некоторых видов осенью запасают пищу, пряча ее в укромных местах (кедровки, сойки, поползни – орехи лещины, «орешки» кедра, желуди; синицы – семена деревьев и кустарников). У оседлых птиц во время осенней линьки перьевого покрова приобретает лучшие теплоизолирующие свойства по сравнению с летним оперением (большее развитие пуховой части пера, большее число перьев и пуха на единицу площади поверхности тела и т. п.); у

некоторых видов зимний наряд резко отличается по окраске, помогая маскировке (белая куропатка).

У части видов отчетливо выражены и приспособительные особенности поведения: ночевки в укрытиях (тетеревиные и некоторые другие птицы – в снегу; мелкие воробьиные – в дуплах, щелях за корой и т. п.). При этом птицы некоторых видов в сильные морозы ночуют группами, обогревая друг друга в убежище (синицы, воробьи и др.).

Следует, однако, помнить о том, что, несмотря на резкое повышение уровня жизнедеятельности и широкие экологические возможности, открываемые гомойотермией, отчетливая специализация птиц к полету в известной мере ограничивает круг их экологических приспособлений. В отличие от птиц у млекопитающих отсутствие столь узкой специализации создало предпосылки к возникновению в процессе эволюции значительно большего разнообразия жизненных форм и более многообразных взаимоотношений со средой.